مجله به‌نژادی نهال و بذر
جلد ۱-۳۴، شماره ۱، سال ۱۳۹۷

تجزیه ژنتیکی برای برخی صفات زراعی و فیزیولوژیک کلزا در شرایط تنش و عدم تنش خشکی

Genetic Analysis of Agronomic and Physiologic Characteristics in Rapeseed (*Brassica napus* L.) under Drought Stress and Non-stress Conditions

مهدی جمشیدی مقدم[۱]، عزت‌اله فرشادفر[۲] و عبداله نجفی[۳]

۱- مربی، مؤسسه تحقیقات کشاورزی دیم، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، کرمانشاه، ایران
۲- استاد، دانشکده علوم و مهندسی کشاورزی، دانشگاه رازی، کرمانشاه، ایران
۳- دانشیار، دانشکده علوم و مهندسی کشاورزی، دانشگاه رازی، کرمانشاه، ایران

تاریخ دریافت: ۱۳۹۶/۹/۸ تاریخ پذیرش: ۱۳۹۶/۱۲/۲۲

چکیده

جمشیدی‌مقدم، م.، فرشادفر، ع.، و نجفی، ع. ۱۳۹۷. تجزیه ژنتیکی برای برخی صفات زراعی و فیزیولوژیک کلزا در شرایط تنش و عدم تنش خشکی. **مجله به‌نژادی نهال و بذر ۱-۳۴: ۳۶-۱۵. 10.22092/spij.2018.118627**

به‌منظور برآورد ترکیب‌پذیری و پارامترهای ژنتیکی کلزا از لحاظ خصوصیات زراعی و فیزیولوژیک از طرح دای‌آلل دوطرفه استفاده گردید. نتاج F_1 به‌همراه والدها در دو آزمایش مجزا تحت شرایط تنش و عدم تنش‌خشکی بر پایه طرح لاتیس ساده ۹ × ۹ در مؤسسه تحقیقات کشاورزی دیم (سرارود) طی سال زراعی ۹۵-۱۳۹۴مورد ارزیابی قرار گرفتند. واریانس ترکیب‌پذیری عمومی (GCA) و خصوصی (SCA) و تلاقی‌های معکوس برای اکثر خصوصیات در دو شرایط معنی‌دار بود. رقم شیرآلی برای میزان روغن و ارقام کامت و دلگان برای عملکرد دانه، بالاترین GCA را برای دو محیط داشتند. دورگ آرجی‌اس ۰۰۳ × لیکورد در دو محیط برای صفات وزن دانه، محتوی آب‌برگ، میزان روغن و عملکرد دانه مقادیر SCA مثبت و معنی‌داری داشت. واریانس افزایشی برای روز تا گلدهی، ارتفاع بوته، طول خورجین، وزن هزاردانه و میزان روغن دانه در دو محیط بالا بود و برای عملکرد دانه در دو محیط، خورجین در بوته، محتوی آب‌برگ و دمای برگ در محیط تنش و نشت یونی محیط غیرتنش، سهم غالبیت ژن‌ها بیشتر بود. تحلیل گرافیکی هیمن نشان داد که اکثر صفات تحت تأثیر غالبیت‌نسبی و خورجین در بوته در محیط تنش، محتوی آب‌برگ و عملکرد دانه در محیط غیرتنش تحت کنترل فوق‌غالبیت ژن‌ها قرار دارند. بیشترین میزان وراثت‌پذیری خصوصی در وزن هزاردانه برای محیط تنش (۰/۹۲) و کمترین در محتوی آب‌برگ برای محیط غیرتنش (۰/۲۱) مشاهده شد. نتایج این بررسی نشان داد که امکان بهبود عملکرد دانه، میزان روغن و سایر صفات زراعی و فیزیولوژیک از راه تلاقی بین ارقام متفاوت کلزا برای هر دو شرایط وجود دارد.

واژه‌های کلیدی: ترکیب‌پذیری، عمل ژن، وراثت‌پذیری، میزان روغن دانه، عملکرد دانه.

نگارنده مسئول: m_jmoghaddam@yahoo.com تلفن: ۰۴۱۳۷۲۲۸۰۷۸

مقدمه

کلزا (*Brassica napus* L.) گیاهی نیمه‌خودگشن با حدود ۳۰ درصد دگرگشنی است و اغلب رقم‌های کلزا رگه‌های خالصی هستند که از برنامه‌های به‌نژادی خاص گیاهان خودگشن به دست آمده‌اند. اما کشف سامانه‌های نرعقیمی سیتوپلاسمی نظیر پولیما (Polima) و آگو - اینرا (Ogu-INRA) (Fu *et al.,* 1990; Yamagishi *et al.,* 2014) و همچنین هتروزیس بالا در کلزا (Riaz *et al.,* 2001; Shen *et al.,* 2005; Gehringer *et al.,* 2007) باعث شده است که در دهه گذشته استفاده از ارقام هیبرید گسترش یابد.

اغلب صفات مهم زراعی کلزا کمی هستند که به وسیله تعداد زیادی ژن کنترل می‌شوند و به‌شدت تحت تأثیر محیط قرار می‌گیرند، از این رو درک ماهیت ژنتیکی آنها دشوار است. بنابراین شناخت ویژگی‌های ژنتیکی و نحوه توارث صفات مهم کلزا یکی از مبانی تصمیم‌گیری در مورد اجرای روش‌های مختلف به‌نژادی می‌باشد و با شناسایی این ویژگی‌ها می‌توان بهترین روش‌ها را برگزید و نتایج به‌نژادی را تا حدودی پیش‌بینی نمود.

ارقام دارای قابلیت ترکیب‌پذیری عمومی (General combining ability, GCA) بالا با دارا بودن آثار افزایشی بیشتر قادر هستند صفت مطلوب خود را به راحتی به نتاج خود منتقل نمایند. از ارقام دارای ترکیب‌پذیری خصوصی (Specific combining ability, SCA) بالا نیز می‌توان در برنامه‌های دورگ‌گیری و تولید هیبرید استفاده نمود. همچنین ارزیابی نوع اثر ژن، نحوه توزیع آلل‌های غالب و مغلوب در والدین مورد استفاده در دورگ‌گیری و میزان وراثت‌پذیری صفات نقش مهمی در میزان موفقیت برنامه‌های به‌نژادی دارد.

برای مطالعه خصوصیات ذکرشده در جهت پایه‌ریزی یک برنامه به‌نژادی موفق می‌توان از روش‌های ژنتیک‌کمی نظیر تلاقی‌های دای‌آلل استفاده نمود. این روش‌ها اطلاعات جامعی را در زمینه ارزش به‌نژادی و توان ژنتیکی والدین جهت استفاده در برنامه‌های به‌نژادی و همچنین برتری ژنتیکی نتاج فراهم می‌نماید. اصول این روش‌ها در دهه ۱۹۵۰ میلادی بیان شد (Jinks and Hayman, 1953; Hayman, 1954; Griffing, 1956) و سپس توسط پژوهشگران دیگر در دهه‌های بعد (Kearsy and Pooni, 1996; Mather and Jinks, 1982; Walters and Morton, 1978; Gardner and Eberhart, 1966) تکمیل گردید.

برخی از محققان در مورد دقت و صحت روش گریفینگ، زمانی که داده‌ها از یک محیط به دست می‌آیند، ابراز تردید کرده‌اند. در چندین مطالعه مشاهده شد که GCA و SCA (Teklewold and Becker, 2005; Qian *et al.*, 2009;

Badu- Apraku *et al.*, 2013; Tian *et al.*, 2015) می‌توانند به‌طور معنی‌داری با محیط اثر متقابل داشته باشند. بنابراین باید به‌منظور جلوگیری از اشتباه در برآورد عمل ژن‌ها، آزمایش دای‌آلل را در چند محیط و همچنین حساسیت برآورد اثر ژن‌ها را در محیط‌های متفاوت مورد ارزیابی قرار دارد تا پیش‌بینی عمل انتخاب با دقت بیشتری همراه باشد (Farshadfar, 2010).

تیان و همکاران (Tian *et al.*, 2015) با ارزیابی یک آزمایش نیمه دی آلل ۹ × ۹ اینبردهای آسیایی کلزا در دو شرایط محیطی متفاوت گزارش نمودند که ترکیب‌پذیری عمومی (GCA) صفات حساسیت محیطی بیشتری نسبت به ترکیب‌پذیری خصوصی (SCA) دارد به‌طوری‌که اثر متقابل محیط × GCA برای کلیه صفات مورد مطالعه (به جزء تعداد خورجین در بوته) و اثر متقابل محیط × SCA برای صفات وزن هزار دانه، تعداد دانه در خورجین، میزان روغن و عملکرد دانه معنی‌دار شد.

رامئه (Rameeh, 2014) با اجرای تلاقی‌های دای‌آلل یکطرفه ۶ × ۶ برای دو سطح کاربرد و عدم کاربرد کود نیتروژن در کلزا (*Brassica napus* L.)، به تفاوت‌های ژنتیکی معنی‌دار ارقام و همچنین به تأثیرات ترکیب‌پذیری عمومی و خصوصی معنی‌دار در مورد صفات مورد بررسی در بین والدین و هیبریدها اشاره کرد. براساس نتایج تجزیه دای‌آلل به روش دوم گریفینگ، سهم اثر افزایشی ژن‌ها در کنترل عملکرد دانه و شاخص برداشت بیشتر از اثر غیر افزایشی بود، در حالی که میزان روغن و پروتئین دانه بیشتر تحت کنترل تأثیرات غیرافزایشی ژن‌ها قرار داشتند. همچنین اثر متقابل سطح نیتروژن × GCA و نیتروژن × SCA برای میزان روغن دانه معنی‌دار شد.

کاین و همکاران (Qian *et al.,* 2009) با ارزیابی دورگ‌های حاصل از تلاقی بین ارقام کلزای زمستانه اروپایی و نیمه‌زمستانه آسیایی در سه محیط، گزارش نمودند که اثر افزایشی در کنترل ژنتیکی عملکرد دانه نقش مهم‌تری دارد. فرشادفر و همکاران (Farshadfar *et al.,* 2011) در یک طرح نیمه‌دی آلل ۹ × ۹ کلزا نقش هر دو اثر افزایشی-غیرافزایشی را در کنترل ژنتیکی صفات فنولوژیکی شامل تعداد روز تا گلدهی و رسیدگی، عملکرد و اجزای عملکرد دانه را با اهمیت گزارش کردند. میانگین درجه غالبیت نیز برای کلیه صفات (به‌جزء تعداد روز تا گلدهی و رسیدگی و طول خورجین در بوته) حاکی از وجود عمل فوق غالبیت در کنترل این صفات بود. بنابراین برای افزایش و بهبود این صفات می‌توان از پدیده هتروزیس بهره برد.

ارقام کلزا با داشتن عادت رشدی زمستانه و بهاره در شرایط متنوع از نظر رطوبت و درجه حرارت کشت می‌شوند و بخش اعظم تولید در دنیا در شرایط دیم صورت می‌گیرد. با توجه به

وقوع تنش خشکی در طی مراحل گلدهی تا رسیدگی کلزا و متفاوت بودن زمان وقوع و شدت تنش طی سال‌های مختلف در ایران، معرفی ارقام کلزا که در شرایط محدودیت آب بتوانند عملکرد قابل قبولی تولید کنند از اهمیت خاصی برخوردار است (Ghodrati, 2012).

هدف از انجام این تحقیق برآورد عمل ژن‌ها، وراثت‌پذیری، نحوهٔ کنترل و سایر پارامترهای مختلف ژنتیکی برخی از خصوصیات زراعی و فیزیولوژیک در کلزا و تعیین بهترین والدها و تلاقی‌ها برای محیط‌های در تنش و بدون تنش خشکی با کاربرد مدل‌های گریفینگ (Griffing, 1956) و جینکز- هیمن (Jinks and Hayman, 1953) بود.

مواد و روش‌ها

در این بررسی نه رقم خالص پاییزه و بهاره کلزا گزینش‌شده از آزمایشات مختلف به‌عنوان والدین تلاقی‌ها انتخاب شدند. این ارقام در گلخانه معاونت مؤسسه تحقیقات کشاورزی دیم (سرارود) به‌صورت سه خط یک متری در دو تکرار در سه تاریخ ۹۳/۷/۲۲ و ۹۳/۸/۶ و ۹۳/۱۰/۱۳ برای تطابق گلدهی ارقام با عادت‌های رشدی پاییزه با بهاره کشت شدند.

این ارقام بصورت دای‌آلل دو طرفه با یکدیگر تلاقی داده شدند. مواد ژنتیکی بدست آمده (۷۲ نتاج F_1 به همراه ۹ والد شامل ۳ عادت رشدی پاییزه اوپرا (۱)، پاراد (۲) و لیکورد (۳) و ۶ عادت رشدی بهاره آمیکا (۴)، کامت (۵)، شیرآلی (۶)، دلگان (۷)، کیبل (۸) و آرجی اس ۰۰۳ (۹) در قالب طرح لاتیس ساده ۹ × ۹ با دو تکرار طی پاییز سال زراعی ۹۵-۱۳۹۴ در شرایط تنش (۱۳۹۴/۷/۱۲) و آبیاری کامل (۱۳۹۴/۶/۲۰) در مؤسسه تحقیقات کشاورزی دیم سرارود کرمانشاه اجرا شد. کشت در ۳ ردیف به طول ۲ متر و فاصله ردیف ۲۵ سانتی‌متر برای ژنوتیپ‌ها در هر کرت انجام گرفت. در آزمایش تنش تنها آبیاری در مراحل اولیه رشد گیاهچه انجام شد و در آزمایش عدم تنش علاوه بر آبیاری اولیه، سه بار آبیاری تکمیلی در مرحله گلدهی و در طول دوره خورجین‌دهی انجام شد. در طی فصل زراعی میزان بارندگی ۷۴۰/۳ میلی‌متر بود.

در طول دوره رشد ۱۰ خصوصیت زراعی و فیزیولوژیک شامل تعداد روز تا گلدهی، ارتفاع بوته، تعداد خورجین در بوته، طول خورجین، محتوای آب نسبی برگ، نشت یونی با استفاده از ECسنج دیجیتالی، دمای کانوپی با استفاده از دماسنج مادون قرمز، وزن هزار دانه، میزان روغن دانه با استفاده از دستگاه تشدید مغناطیسی هسته‌ای (Nuclear Magnetic Resonance, NMR) و عملکرد دانه اندازه‌گیری شد. دراین تحقیق عموماً برای یادداشت‌برداری هر صفت تعداد ده نمونه در هر کرت به صورت تصادفی انتخاب و میانگین آن‌ها به‌عنوان شاخص هر کرت در آن تکرار محاسبه و ثبت گردید. میزان روغن دانه یک نمونه تصادفی (۲۰ گرم) از محصول هر

کـرت انـدازه‌گیری شـد. خصوصـیات فیزیولـوژیکی محتـوای نسـبی آب بـرگ (Smart and Bingham, 1974) و نشت یونی (Valentovic *et al.,* 2006) با استفاده از روابط زیر [۲ و ۱] محاسبه شد:

$$RWC = \frac{(FW - DW)}{(TW - DW)} \times 100 \quad [۱]$$

$$EL = \frac{C_۱}{C_۲} \times ۱۰۰ \quad [۲]$$

FW : وزن تـر نمونـه برگـی، TW : وزن آمـاس کامـل نمونـه (۲۴ سـاعت داخـل آب مقطر)، DW: وزن خشک نمونه (۲۴ ساعت در دمـای ۷۰ درجـه سـانتی‌گراد)، $C_۱$: هـدایت الکتریکی دیسک‌های برگـی بعـد از ۲۴ سـاعت قرار گرفتن داخـل لولـه حـاوی ۱۰ میلی‌لیتـر آب مقطردر دمای ۲۰ درجه سانتی‌گراد، $C_۲$: هـدایت الکتریکی دیسک‌های برگی بعد از یـک سـاعت اتوکلاو شدن

در طرح لاتـیس بـرای کلیـه خصوصـیات در محیط تنش و عـدم تـنش عامـل موازنـه محاسـبه شد و پس از تصـحیح مقـادیر تیمارهـا بـرای هـر تکـرار، تجزیـه واریـانس بـه صـورت طـرح بلوک‌هـای کامـل تصـادفی انجـام شـد (Yazdi Samadi *et al.,* 1998). بـا اسـتفاده از نتاج $F_۱$ تجزیه دای‌آلل ۹ × ۹ بر اساس مـدل اول گریفینـگ (Griffing, 1956) بـه‌عمل آمـد. اثـر ترکیب‌پذیری عمومی بـرای هـر والـد (GCA) و ترکیب‌پـذیری خصوصـی (SCA) بـرای هـر دورگ محاسـبه و آزمـون معنـی‌دار بـودن ترکیب‌پذیری‌ها با استفاده از توزیع t استیودنت انجام شد.

اجزای واریانس ژنتیکی شامل جزء مربوط بـه اثر افزایشی [۳]، اجزای مربوط به اثـر غالبیـت [۵ و۴]، میانگین کواریـانس اثـر افزایشـی و غالبیـت [۶] و واریـانس محیطـی [۷] بـه روش هـیمن (Hayman, 1954) برآورد شد:

$$D = V_0L_0 - E \quad [۳]$$

$$H_۱ = V_0L_0 - ۴W_0L_{0_۱} + ۴V_۱L_۱ - \left(\frac{۳n-۲}{n}\right)E \quad [۴]$$

$$H_۲ = ۴V_۱L_۱ - ۴V_0L_۱ - 2E \quad [۵]$$

$$F = ۲V_0L_0 - ۴W_0L_{0_۱} - \left(\frac{۲n-۴}{n}\right)E \quad [۶]$$

$$E = \frac{SS_e + SS_r}{(df_e + df_r) \times r} \quad [۷]$$

V_0L_0 : واریـانس والـدین، $V_۱L_۱$: میـانگین واریانس‌هـای ردیف‌هـا، $V_0L_۱$: واریـانس میـانگین ردیف‌هـا، $W_0L_{0_۱}$: میـانگین کواریانس‌هـای بـین والـدین و ردیف‌هـا، SS_e : مجمـوع مربعـات خطـا، SS_r : مجمـوع مربعـات تکـرار، df_e : درجـهٔ آزادی خطـا، df_r : درجـهٔ آزادی تکرار، r: تعداد تکرار

پس از محاسبه مقادیر فـوق سـایر پارامترهـای ژنتیکی شامل میانگین درجه غالبیت [۸]، تقـارن فراوانـی آلل‌هـای غالـب و مغلـوب [۹]، توزیـع

نســـبی ژن‌هـــای غالـــب و مغلـــوب [۱۰] و وراثت‌پذیری خصوصی [۱۱]

$$\left(\frac{H_1}{D}\right)^{1/2} \quad [8]$$

$$\left(\frac{H_2}{4H_1}\right)^{1/2} \quad [9]$$

$$\left(\frac{(4DH_1)^{1/2}+\frac{1}{2}F}{(4DH_1)^{1/2}-\frac{1}{2}F}\right) \quad [10]$$

$$\left(\frac{\left(\frac{1}{2}D+\frac{1}{2}H_1-\frac{1}{2}H_2-\frac{1}{2}F\right)}{\left(\frac{1}{2}D+\frac{1}{2}H_1-\frac{1}{4}H_2-\frac{1}{2}F+E\right)}\right) \quad [11]$$

همچنین برای تعیین جهت غالبیت ضریب همبستگی بین میانگین هر والد ($\bar{Y}$) و (W_r+V_r) محاسبه شد. برای تجزیه دای‌آلل از نرم‌افزار Diallel (Ukai, 1989) به‌همراه برنامه‌نویسی در محیط Excel استفاده شد.

نتایج و بحث

نتایج تجزیه واریانس جداگانه داده‌ها بر اساس طرح بلوک‌های کامل تصادفی در هر دو محیط تنش و غیرتنش نشان داد که میانگین مربعات تیمارها (۹ والد و ۷۲ دورگ) در هر دو شرایط برای تمام خصوصیات زراعی و فیزیولوژیک معنی‌دار بود (جدول ۱). بنابراین امکان تجزیه ژنتیکی بر اساس طرح تلاقی دای‌آلل وجود داشت. تجزیه واریانس ترکیب‌پذیری با روش اول گریفینگ (Griffing, 1956) نشان داد که میانگین مربعات ترکیب‌پذیری عمومی، خصوصی (بجز برای طول خورجین و دمای برگ در شرایط غیرتنش) و تلاقی‌های معکوس (به‌جزء برای دمای برگ در شرایط غیرتنش) برای کلیه صفات در هر دو شرایط معنی‌دار بود، بنابراین اثر افزایشی و غیرافزایشی هر دو در کنترل ژنتیکی خصوصیات در نسل F_1 نقش دارند. همچنین جهت تلاقی‌ها در برنامه‌های دورگ‌گیری ارقام کلزا به‌ویژه تلاقی بین ارقام با عادات رشدی پاییزه با بهاره حائز اهمیت بود و نقش اثر سیتوپلاسمی و مادری و اثر متقابل ژن‌های هسته‌ای-سیتوپلاسمی در کنترل صفات مؤثر بودند.

نتایج حاصل از ارزیابی ترکیب‌پذیری ارقام کلزا در این بررسی با نتایج رامئه (Rameeh, 2016)، محمدی و همکاران (Mohammadi *et al.,* 2011) برای صفات زراعی و فرشادفر و همکاران (Farshadfar *et al.,* 2011) برای خصوصیات زراعی-فیزیولوژیک مطابقت داشت و مقادیر ترکیب‌پذیری عمومی و خصوصی برای اغلب صفات زراعی یا فیزیولوژیکی از جمله عملکرد دانه و میزان روغن دانه معنی‌دار گردید. ارزیابی ترکیب‌پذیری صفات زراعی سایر گونه‌های براسیکا از جمله شلغم روغنی (Iqbal *et al.,* 2014)، خردل هندی (Aghao *et al.,* 2010) نیز معنی‌دار شد.

مقادیر اثر ترکیب‌پذیری عمومی (GCA)

جدول ۱- تجزیه واریانس ترکیب‌پذیری صفات زراعی و فیزیولوژیک ارقام کلزا به روش ۱ گریفینگ (مدل ۲) در دو محیط تنش و غیرتنش

Table 1. Analysis of variance of combining ability for agro-physiologic characters of rapeseed estimated by Griffing's method 1 (II model) under stress (S) and non-stress (NS) environments

			MS میانگین مربعات									
		درجه آزادی	تعداد روز تا گلدهی Days to flowering		ارتفاع بوته Plant height		خورجین در بوته No. Siliques per plant		طول خورجین Silique length		وزن هزاردانه 1000 seed weight	
S.O.V.	منبع تغییرات	df.	S	NS	S	NS	S	NS	S	NS	S	NS
Treatment	تیمار	80	276.98**	202.99**	2136.11**	696.63**	1654.06**	1036.38**	0.75**	0.44**	1.37**	0.57**
GCA	ترکیب‌پذیری عمومی	8	1164.59**	828.21**	7655.64**	2141.50**	3354.95**	1452.88**	2.56*	1.56**	3.91**	1.68**
SCA	ترکیب‌پذیری خصوصی	36	27.21**	25.16**	260.41**	163.18**	413.63**	340.79**	0.11**	0.06^{ns}	0.06**	0.16**
Reciprocals	تلاقی‌های معکوس	36	21.75**	16.34**	411.79**	134.97**	678.67**	487.88**	0.16**	0.08*	0.59**	0.10**
(Mse/r)	خطا	80	0.23	0.87	22.28	13.93	46.56	63.92	0.03	0.05	0.02	0.002

Table 1. Continued

ادامه جدول ۱

			MS میانگین مربعات									
		درجه آزادی	محتوی آب برگ Relative water content		نشت یونی Electrolyte leakage		دمای برگ Leaf temperature		میزان روغن دانه Seed oil content		عملکرد دانه Grain yield	
S.O.V.	منبع تغییرات	df.	S	NS	S	NS	S	NS	S	NS	S	NS
Treatment	تیمار	80	153.33**	68.57**	48.12**	57.57**	3.80**	2.18**	12.09**	7.42**	956627.71**	1230789.19**
GCA	ترکیب‌پذیری عمومی	8	361.51**	80.55*	55.70**	138.21**	5.62**	3.35**	26.82**	23.70**	1748443.67**	2041570.46**
SCA	ترکیب‌پذیری خصوصی	36	25.54*	29.84**	17.07**	13.95**	0.72**	0.83^{ns}	2.17**	0.72**	199459.21**	430512.12**
Reciprocals	تلاقی‌های معکوس	36	64.49**	28.45**	24.02**	19.31**	2.25**	0.84^{ns}	5.30**	2.26**	474917.44**	483349.10**
(Mse/r)	خطا	80	14.87	11.96	1.39	1.35	0.11	0.56	0.79	0.14	17219.80	24039.89

* و **: به‌ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد.
ns: غیر معنی‌دار

* and ** : Significant at the 5% and 1% probability levels, respectively.
ns: Not- significant

ارقـام والـدینی را بـرای ده صـفت زراعـی و فیزیولوژیک مورد مطالعه در دو محیط تـنش و غیرتنش در جدول ۲ ارائـه شـده اسـت. ارقـام بـا عادت رشد بهاره شامل دلگان، آرجـی اس ۰۰۳، کیبـل و شـیرآلی بـا توجـه بـه هـر دو محـیط از بیشترین مقادیر GCA معنـی‌دار بـرای گلـدهی و ارتفاع در جهـت منفـی دارا بودنـد. بنـابراین ایـن ارقام واجد ترکیب‌پذیری عمـومی مناسـب بـرای تولیـد دورگ‌هـایی بـا شـرایط برتـر از لحـاظ زودرسـی و مقاومـت بـه خوابیـدگی در هـر دو محیط تنش و غیرتنش بودند.

ارقـام بـا عـادت رشـد پـاییزه بـالاترین GCA معنی‌دار را برای صفات مذکور در جهـت مثبـت دارا بودند. با در نظر گـرفتن هـر دو محـیط بـرای سایر صفات: تعـداد خـورجین در بوتـه لیکـورد؛ طول خورجین اوپرا، لیکورد و کیبـل؛ وزن هـزار دانه شیرآلی و دلگان؛ محتوی آب برگ دلگـان؛ نشت یونی اوپرا ، پاراد و لیکـورد؛ میـزان روغـن دانه دلگـان و در نهایـت عملکـرد دانـه کامـت و دلگـان بـه‌عنوان ارقـام والـدینی برتـر بـا بـالاترین GCA معنی‌دار در جهت مثبت یـا منفـی باتوجـه به نوع خصوصیت مورد مطالعه بودند.

برای صفت فیزیولوژیکی دمـای بـرگ ارقـام کیبل و آرجی اس ۰۰۳ برای محیط تنش و اوپـرا بـرای محـیط غیـرتنش بـالاترین GCA منفـی و معنی‌دار را داشـتند و امکـان گـزینش یـک والـد یکسان برای هـر دو محـیط میسـر نبـود. همچنـین برای جزء عملکرد خورجین در بوته رقـم کامـت در محیط تـنش و دو صـفت مهـم زراعـی میـزان روغن دلگان و عملکرد دانه آر جی اس ۰۰۳ در محیط نرمال نیز جزو ترکیب‌شـونده‌های مطلـوب والدینی قرار گرفتند.

صباغ‌نیا و همکاران (Sabaghnia *et al.,* 2010) بـا ارزیـابی ژنوتیپ‌هـای کلـزا در یـک طـرح لاتـیس سـاده ۷ × ۷ (۹رقـم والـدی، ۳۶ نتـاج و ۴ رقـم شـاهد) طی دو سـال زراعـی، ارقـام فورنـاکس، طلایـه و مودنا را ترکیب‌شونده‌های عمومی مناسـب بـرای برخی صفات زراعی از جمله میـزان روغـن دانـه گزارش نمودند.

نـام برخـی از دورگ‌هـای برتـر، میـزان اثـر ترکیب‌پـذیری خصوصـی (SCA) و میـانگینی از خصوصیات مورد مطالعه برای دو محیط تـنش و غیر تنش در جدول ۳ ارائه شده است.

بـرای هـر کـدام از ۱۰ خصوصـیت زراعـی و فیزیولوژیـک بـا در نظـر گـرفتن هـر دو محـیط برترین ترکیب‌پذیری خصوصـی مثبـت یـا منفـی معنی‌دار باتوجه به نوع خصوصیت مـورد مطالعـه گزینش شد. همانطوریکـه در جـدول ۳ مشـاهده می‌شود دورگ‌های برتـر بـرای صـفات گلـدهی آر جـی اس ۰۰۳ × پـاراد؛ ارتفـاع بوتـه آر جـی اس ۰۰۳ × دلگـان؛ خـورجین در بوتـه آمیکـا × اوپـرا و دلگـان × لیکـورد؛ وزن هـزار دانـه شـیرآلی × لیکـورد و آر جـی اس ۰۰۳ × لیکورد؛ محتـوی آب بـرگ آر جی اس ۰۰۳ × لیکـورد؛ نشـت یـونی کیبـل × اوپـرا، کامـت × آمیکا، کیبل × آمیکا و شیرآلی × کامت؛ دمـای بـرگ آمیکـا × پـاراد؛ میـزان روغـن دانـه

جدول ۲- برآورد اثر ترکیب‌پذیری عمومی والدین برای ۱۰ صفت زراعی و فیزیولوژیک کلزا به روش ۱ گریفینگ در دو محیط تنش و غیرتنش

Table 2. Estimation of general combining ability effect of parents for 10 agronomic and physiologic characteristics of rapeseed using Griffing's method 1 under stress (S) and non-stress (NS) environments

والد Parents	تعداد روز تا گلدهی Days to flowering		ارتفاع بوته (سانتی‌متر) Plant height (cm)		تعداد خورجین در بوته No. Siliques per plant		طول خورجین (سانتی‌متر) Silique length (cm)		وزن هزاردانه (گرم) Thousand seed weight (g)	
	تنش S	غیرتنش NS	تنش S	غیرتنش NS	تنش S	غیرتنش NS	تنش S	غیرتنش NS	تنش S	غیرتنش NS
Opera (1)	11.1**	9.4**	19.5**	11.8**	-6.7**	11.4**	0.65**	0.52**	-0.4**	-0.3**
Parade (2)	7.1**	5.5**	15.4**	11.8*	-9.0**	-0.8^{ns}	0.14**	-0.12*	-0.6**	-0.2**
Licord (3)	12.5**	9.5**	18.0**	12.3**	8.1**	12.1**	0.41**	0.41**	-0.4**	-0.2**
Amica (4)	-2.4**	0.2	11.8**	5.0**	-0.3^{ns}	4.0^{ns}	0.08^{ns}	-0.04^{ns}	-0.4**	-0.3**
Comet (5)	-3.6**	-1.0**	5.8**	0.2^{ns}	25.0**	2.7^{ns}	-0.09*	0.25**	0.1^{ns}	0.0^{ns}
Shiralee (6)	-3.0**	-2.6**	-8.0**	-8.0**	3.6*	-14.3**	0.15**	0.30**	0.4**	0.4**
Dalgan (7)	-8.3**	-8.1**	3.4*	-4.6**	11.4**	-1.9^{ns}	-0.08^{ns}	0.05^{ns}	0.6**	0.6**
Kabel (8)	-6.4**	-4.8**	-28.0**	-12.5**	-19.1**	-11.7**	0.58**	0.30**	0.3**	0.1**
RGS003 (9)	-7.1**	-8.1**	-37.8**	-16.02**	-13.0**	-1.5^{ns}	0.37**	0.04^{ns}	0.5**	0.1**
S.E (gi)	0.11	0.21	1.05	0.83	1.52	1.78	0.04	0.05	0.03	0.01
S.E (gi-gj)	0.16	0.31	1.57	1.24	2.27	2.66	0.06	0.07	0.04	0.01

* و **: به‌ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد.

ns: غیر معنی‌دار

* and ** : Significant at the 5% and 1% probability levels, respectively.

ns: Not- significant

Table 2. Continued.

ادامه جدول ۲

والد Parents	محتوی آب برگ (٪) Relative water content (%)		نشت یونی (٪) Electrolyte leakage (%)		دمای برگ (درجه سانتی‌گراد) Leaf temperature (°C)		میزان روغن دانه (٪) Seed oil content (%)		عملکرد دانه (کیلوگرم در هکتار) Seed yield (Kg/ha)	
	تنش S	غیرتنش NS	تنش S	غیرتنش NS	تنش S	غیرتنش NS	تنش S	غیرتنش NS	تنش S	غیرتنش NS
Opera (1)	1.9^{ns}	-4.0**	-2.1**	-2.5**	-0.1^{ns}	-0.8**	-1.7**	-2.1**	-157.1**	-167.6**
Parade (2)	4.2**	0.1^{ns}	-1.7**	-2.1**	0.8**	-0.3^{ns}	-0.7**	-1.0**	-324.4**	-285.7**
Licord (3)	3.0**	-2.3*	-1.8**	-2.6**	0.7**	-0.1^{ns}	-0.3^{ns}	-0.6**	89.3*	-301.9**
Amica (4)	3.1**	-1.1^{ns}	0.3^{ns}	-3.7**	-0.3**	0.1^{ns}	0.4^{ns}	0.6**	-184.9**	50.4^{ns}
Comet (5)	0.4^{ns}	1.1^{ns}	0.1^{ns}	0.4^{ns}	0.2*	-0.2^{ns}	2.6**	1.3**	310.4**	319.8**
Shiralee (6)	-1.9^{ns}	2.1^{ns}	-0.1^{ns}	1.7**	0.3**	0.6**	0.8**	0.3**	30.0^{ns}	-208.7**
Dalgan (7)	3.8**	2.5*	3.4**	3.5**	-0.0^{ns}	0.4*	-0.2^{ns}	0.8**	617.4**	425.0**
Kabel (8)	-6.9**	0.7^{ns}	0.3^{ns}	3.4**	-0.8**	0.4*	-0.9**	0.4**	-354.8**	-341.8**
RGS003 (9)	-7.5**	1.0^{ns}	1.5**	1.9**	-0.7**	-0.1^{ns}	-0.0^{ns}	0.2*	-26.1^{ns}	510.5**
S.E (gi)	0.86	0.77	0.26	0.26	0.07	0.17	0.20	0.08	29.16	34.46
S.E (gi-gj)	1.29	1.15	0.39	0.39	0.11	0.25	0.30	0.12	43.74	51.68

* و **: به‌ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد.

ns: غیر معنی‌دار

* and ** : Significant at the 0.05 and 0.01 probability levels, respectively.
ns: Not- significant

جدول ۳- هیبریدهای برتر، اثر ترکیب‌پذیری خصوصی و میانگین ده صفت زراعی و فیزیولوژیک کلزا در دو محیط تنش و غیرتنش

Table 3. Superiors hybrids, specific combining ability (SCA) effect and mean of top crosses for ten agronomic and physiologic characteristics of rapeseed under stress (S) and non-stress (NS) environments

Trait	صفت	دورگ Hybrid (تنش S)	SCA (تنش S)	میانگین Mean (تنش S)	دورگ Hybrid (غیرتنش NS)	SCA (غیرتنش NS)	میانگین Mean (غیرتنش NS)
Days to flowering	روز تا گلدهی	1 × 2	10.4**	184.50	1 × 2	7.2**	197.42
		1 × 5	-3.9**	159.50	1 × 4	-4.3**	180.63
		2 × 7	-3.7**	151.00	2 × 5	-6.4**	173.34
		2 × 9	-3.9**	152.00	2 × 9	-5.7**	167.08
S.E. (sij)			0.30		-	0.59	-
Plant height (cm)	ارتفاع بوته (سانتی‌متر)	3 × 7	18.4**	183.29	2 × 8	15.8**	194.07
		3 × 9	14.0**	137.66	3 × 9	15.5**	190.70
		7 × 9	-21.8**	87.35	7 × 9	-10.2**	148.19
S.E. (sij)			2.99			2.36	
No. siliques per plant	تعداد خورجین در بوته	1 × 4	17.2**	100.63	1 × 4	23.1**	170.48
		3 × 5	23.4**	146.88	3 × 7	16.0**	158.24
		3 × 7	25.8**	135.63	5 × 7	18.1**	150.99
S.E. (sij)			4.32			5.06	
Silique length (cm)	طول خورجین (سانتی‌متر)	1 × 7	0.35**	6.02	1 × 4	0.30*	5.94
		3 × 5	0.40**	5.81	-	-	-
		3 × 7	0.29*	5.72	-	-	-
S.E. (sij)			0.11			0.13	
Thousand seed weight (g)	وزن هزاردانه (گرم)	3 × 6	0.2**	3.57	2 × 7	0.6**	3.96
		3 × 9	0.3**	3.76	3 × 6	0.6**	3.85
		4 × 6	0.4**	3.79	3 × 9	0.2**	3.16
S.E. (sij)			0.08			0.03	
Relative water content (%)	محتوی آب برگ (درصد)	2 × 6	7.0**	81.70	2 × 8	5.6*	88.80
		3 × 9	6.0*	73.77	3 × 9	5.5*	86.50
		-	-	-	5 × 6	7.3**	92.84
S.E. (sij)			2.44		2.19		

Trait	صفت	دورگ Hybrid (تنش S)	SCA (تنش S)	میانگین Mean (تنش S)	دورگ Hybrid (غیرتنش NS)	SCA (غیرتنش NS)	میانگین Mean (غیرتنش NS)
Electrolyte leakage (%)	نشت یونی (درصد)	1 × 8	-3.1**	21.83	1 × 8	-1.6*	21.70
		2 × 9	-4.1**	22.32	3 × 6	-2.9**	21.01
		4 × 5	-3.1**	23.87	4 × 5	-2.3**	16.84
		4 × 8	-2.0*	25.29	4 × 8	-4.3**	17.80
		5 × 6	-1.6*	25.09	5 × 6	-3.5**	20.94
S.E. (sij)			0.75			0.73	
Leaf temperature (°C)	دمای برگ (درجه سانتی‌گراد)	1 × 5	-0.8**	25.48	2 × 4	-1.0*	30.38
		2 × 4	-0.7**	25.97	-	-	-
		3 × 9	-1.2**	24.91	-	-	-
S.E. (sij)			0.21			0.47	
Seed oil content (%)	میزان روغن (درصد)	1 × 6	1.5**	46.18	3 × 9	0.7**	43.07
		3 × 9	2.4**	47.57	4 × 7	1.3**	47.02
		4 × 9	1.2*	47.09	4 × 9	1.1**	46.28
S.E. (sij)			0.56			0.24	
Seed yield ($Kgha^{-1}$)	عملکرد دانه (کیلوگرم در هکتار)	1 × 5	675.9**	2939.8	1 × 4	551.9**	3970.73
		2 × 5	447.6**	2544.2	1 × 5	356.9**	4045.14
		2 × 8	247.6**	1679.0	2 × 6	516.5**	3558.11
		3 × 5	597.2**	3107.5	2 × 8	329.9**	3238.41
		3 × 7	537.1**	3354.4	2 × 9	631.0**	4391.87
		3 × 9	309.2**	2483.0	3 × 5	283.7**	3837.65
		6 × 9	317.4**	2431.9	3 × 7	717.4**	3376.63
		-	-	-	3 × 9	484.7**	4229.43
S.E. (sij)			83.12			98.21	

* و **: به‌ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد.

* and ** : Significant at the 5% and 1% probability levels, respectively.

آر جی اس ۰۰۳ × لیکورد و آر جی اس ۰۰۳ × آمیکا و عملکرد دانه دورگ‌های کامت × اوپرا، کیبل × پاراد، کامت × لیکورد، دلگان × لیکورد و آر جی اس ۰۰۳ × لیکورد دارای بالاترین SCA معنی‌دار در هر دو محیط بودند. برای صفت طول خورجین تلاقی‌های متفاوتی در هر دو محیط گزینش شد.

در محیط تنش سه تلاقی دلگان × اوپرا، کامت × لیکورد و دلگان × لیکورد و محیط غیرتنش تنها تلاقی آمیکا × اوپرا دارای مقادیر SCA مثبت و معنی‌دار بود. دورگ آر جی اس ۰۰۳ × لیکورد در هر دو محیط تنش و غیر تنش برای چندین صفت شامل وزن هزار دانه (۳/۸ و ۳/۹ گرم)، محتوی آب برگ (۷۳/۴ و ۸۶/۵ درصد)، میزان روغن دانه (۴۷/۶ و ۴۳/۱ درصد) و عملکرد دانه (۲۴۸۳/۰ و ۴۲۲۹/۴ کیلوگرم در هکتار) دارای مقادیر SCA مثبت و معنی‌دار بود. برای کلیه خصوصیات زراعی و فیزیولوژیک بهترین ترکیب‌شونده‌ها برای تولید ارقام هیبرید برتر در هر دو محیط از تلاقی بین ارقام با عادت رشدی پاییزه با بهاره بدست آمد. سایر محققین نیز گزارش نمودند که ژرم‌پلاسم تیپ زمستانه کلزا از نظر ژنتیکی خیلی متفاوت ازتیپ بهاره هستند و به‌عنوان یک منبع ارزشمند برای تولید هیبریدهای بهاره می باشند (Quijada *et al.*, 2004; Rahman and Kebede, 2012).

برآورد پارامترهای D، H_1، H_2، F و سایر شاخص‌های آماری در جدول ۴ ارائه شده است. معنی‌دار شدن مقادیر D، H_1 و H_2 در اکثر صفات دلالت بر وجود اثر توأم افزایشی و غیر افزایشی در کنترل ژنتیکی این صفات داشت. وانگ و همکاران (Wang *et al.,* 2010) مدل افزایشی- غالبیت- اپیستازی را در توارث میزان روغن دانه ارقام کلزا با بیش از ۷۰ درصد اثر افزایشی- غالبیت گزارش نمودند. برای صفات خورجین در بوته در محیط تنش و محتوی آب برگ و نشت یونی در محیط غیرتنش تنها جزء غالبیت معنی‌دار شد. مقادیر جزء واریانس افزایشی نسبت به دو جزء واریانس غالبیت برای صفات روز تا گلدهی، ارتفاع بوته، طول خورجین، وزن هزار دانه و درصد روغن دانه برای دو محیط و محتوی آب برگ محیط غیرتنش بیشتر بود و بیانگر سهم بیشتر اثر افزایشی ژن‌ها برای کنترل این صفات می‌باشد. برای صفات دیگر شامل عملکرد دانه دو محیط، خورجین در بوته، محتوی آب برگ و دمای برگ محیط تنش و نشت یونی محیط غیرتنش سهم اثر افزایشی ژن‌ها کمتر بود که بیانگر سهم بیشتر اثرات غالبیت در کنترل ژنتیکی آن‌ها می‌باشد.

نتایج این تحقیق با نتایج پژوهشی که اثر افزایشی و غالبیت را به‌ترتیب برای میزان روغن و عملکرد دانه با اهمیت‌تر گزارش کرده‌اند مطابقت داشت (Shen *et al.,* 2005). نتایج دیگری از یک بررسی دی‌آلل ۸ × ۸ (Satwinder *et al.,* 2000) نیز نشان داد که اثر

جدول ۴- برآورد پارامترهای ژنتیکی صفات مختلف به روش هیمن در دو محیط تنش و غیرتنش

Table 4. Estimation of genetic parameters for different traits using Hayman's method under stress (S) and non-stress (NS) environments

	تعداد روز تا گلدهی Days to flowering		ارتفاع بوته Plant height		تعداد خورجین در بوته No. siliques per plant	طول خورجین Silique length		وزن هزاردانه Thousand seed weight	
Parameter پارامتر	S	NS	S	NS	S	S	NS	S	NS
D	222**	284**	1333**	448**	613ns	0.5**	0.1**	0.9**	0.4**
H_1	80**	69**	985**	407**	1095**	0.2**	0.1**	0.1**	0.3**
H_2	54**	48**	476*	285**	735**	0.1**	0.01	0.1**	0.3**
F	-11	122**	145	98	237	-0.05	-0.1**	0.02	0.1
E	0.4	0.9	22	21	46	0.03**	0.05**	0.02**	0.0
h^2	55**	62**	124	353**	67	-0.01	0.0	0.1**	0.4**
$(H_1/D)^{1/2}$†	0.60	0.49	0.86	0.95	1.34	0.66	0.75	0.36	0.87
$R(Y_r, W_r+V_r)$‡	0.1	0.7**	0.1	-0.6	0.0	0.3	0.2	-0.8**	-0.8**
$(H_2/4H_1)$§	0.17	0.17	0.12	0.18	0.17	0.18	0.03	0.19	0.22
$[(4DH_1)^{1/2} + 1/2F] / [(4DH_1)^{1/2} - 1/2F]$¥	0.96	1.55	1.07	1.12	1.16	0.93	0.49	1.03	1.10
H^2_n	0.90	0.88	0.86	0.72	0.62	0.81	0.78	0.92	0.71

Table 4. Continued.

ادامه جدول ۴

	محتوی آب برگ Relative water content		نشت یونی Electrolyte leakage	دمای برگ Leaf temperature	میزان روغن دانه Seed oil content		عملکرد دانه Seed yield	
Parameter پارامتر	S	NS	NS	S	S	NS	S	NS
D	36**	42ns	23ns	1.4*	13**	4**	406695*	642622**
H_1	37**	33*	40**	1.7**	5**	3**	505077**	1025299**
H_2	22**	19 ns	25*	1.2**	3*	2*	364796*	792406**
F	-26**	42*	8	0.67	9**	-0.1	162220	429472**
E	15**	20**	1.3	0.11	0.8**	0.1	17042	34376
h^2	9	8	0.2	2.0**	4**	3**	44557	1149665**
$(H_1/D)^{1/2}$†	1.01	0.89	1.32	1.10	0.59	0.86	1.11	1.26
$R(Y_r, W_r+V_r)$‡	-0.3	-0.9**	-0.0	0.1	0.3	-0.6	-0.2	-0.8**
$(H_2/4H_1)$§	0.15	0.14	0.16	0.17	0.15	0.19	0.18	0.19
$[(4DH_1)^{1/2} + 1/2F] / [(4DH_1)^{1/2} - 1/2F]$¥	0.70	1.80	1.13	1.25	1.84	0.98	1.20	1.30
H^2_n	0.66	0.21	0.67	0.60	0.67	0.76	0.64	0.49

واریانس افزایشی D، واریانس غالبیت H_1 و H_2، اثر متقابل اثر افزایشی و غیرافزایشی F، واریانس محیطی E، اثر غالبیت در تمام مکان‌های ژنی h^2، †میانگین درجه غالبیت، ‡ جهت غالبیت، § تقارن فراوانی آلل‌های غالب و مغلوب، ¥توزیع نسبی ژن‌های غالب و مغلوب، وراثت‌پذیری خصوصی H^2_n.

Additive variance: D, Dominance variance: H_1 and H_2, Additive × non- additive Interaction effect: F, Environmental variance: E, Dominance effect in all loci: h^2, Mean of dominance: †, Dominance direction: ‡, Symetry of dominant and recessive allels frequency: §.

افزایشی و غیرافزایشی ژن‌ها به‌طور مشترک در توارث عملکرد، اجزای عملکرد و محتوای روغن ارقام کلزا دخالت دارند، اما سهم اثر افزایشی ژن برای میزان روغن و عملکرد دانه بیشتر بود. نتایج بدست آمده با نتایج این تحقیق که در بررسی ژنتیکی میزان روغن اثر افزایشی ژن نقش مهم‌تری بدست آمد، مطابقت داشت ولی با اثر غالبیت ژن برای عملکرد دانه در این تحقیق مغایرت نشان داد. در بررسی‌های دیگری با استفاده از تجزیه میانگین نسل‌ها مشخص شد که توارث صفات مهم زراعی ارقام کلزا علاوه بر اثر افزایشی و غالبیت تحت کنترل اثر اپیستازی قرار دارد. با توجه به نوع تلاقی و صفت مورد مطالعه ماهیت اپیستازی نیز متفاوت بود (Engqvist and Becker, 1991; Marjanovic Jeromela *et al*., 2014; Habiba Rahab *et al*., 2016).

بزرگتر و کوچکتر بودن متوسط درجه غالبیت ژن‌ها از یک به‌ترتیب بیانگر عمل فوق غالبیت و غالبیت نسبی ژن‌ها است. بنابراین، چنین نتیجه‌گیری شد که صفات تعداد روز تا گلدهی، ارتفاع بوته، طول خورجین، وزن هزار دانه و میزان روغن دو محیط، دمای برگ در محیط تنش و محتوی آب برگ در محیط غیرتنش تحت تأثیر غالبیت نسبی یا کامل ژن‌ها (کمتر یا در حدود یک) و عملکرد دانه در دو محیط، تعداد خورجین در بوته در محیط تنش و نشت یونی در محیط غیرتنش تحت تأثیر فوق غالبیت ژن‌ها (بزرگتر از یک) قرار دارند (جدول ۴).

در این پژوهش شاخص F (میانگین کواریانس اثر افزایشی و غالبیت) برای صفات میزان روغن محیط تنش، تعداد روز تا گلدهی،محتوی آب برگ و عملکرددانه در محیط غیرتنش مثبت و معنی‌دار گردید که فراوانی بیشتر آلل‌های غالب را نسبت به مغلوب در این صفات نشان می‌دهد. در حالی‌که برای صفات محتوی آب برگ محیط تنش و طول خورجین محیط غیرتنش منفی و معنی‌دار بود که بیانگر فراوانی بیشتر الل‌های مغلوب نسبت به آلل‌های غالب در این صفات بود. ضرایب همبستگی میانگین هر والد (Y) و (W_r+V_r) برای روز تا گلدهی محیط غیرتنش مثبت و معنی‌دار بود، بنابراین آلل‌های غالب اثر کاهنده داشتند. در حالی‌که علامت منفی و معنی‌دار صفات وزن هزار دانه در هر دو محیط، محتوی آب برگ و عملکرد دانه محیط غیرتنش نشان می‌دهد که آلل‌های غالب اثر افزاینده دارند.

مقادیر شاخص تقارن فراوانی آلل‌های غالب و مغلوب کمتر از ۰/۲۵ بود که نشان‌دهنده برابر نبودن فراوونی آلل‌های غالب و مغلوب در تمامی مکان‌های ژنی در والدها برای صفات مورد مطالعه دو محیط بود. بزرگتر بودن مقدار توزیع نسبی ژن‌های غالب و مغلوب از یک در صفات تعداد روز تا گلدهی، محتوی آب برگ و عملکرد دانه محیط غیرتنش و میزان روغن دانه محیط تنش نیز نشانه بیشتر بودن آلل‌های غالب در والدها بود در حالی‌که کمتر بودن این

شاخص در صفات طول خورجین و محتوی آب برگ به ترتیب در محیط غیرتنش و تنش نشانه بیشتر بودن الل‌های مغلوب والدین داشت. این نتایج با نتایج بدست آمده از شاخص F مطابقت داشت.

مقدار وراثت‌پذیری خصوصی صفات مورد مطالعه به روش هیمن-جینکز بین ۲۱ تا ۹۲ درصد بدست آمد که به‌ترتیب مربوط به محتوی آب برگ محیط غیرتنش و وزن هزار دانه محیط تنش بود (جدول۴). با توجه به سهم زیاد اثر افزایشی ژن‌ها و همچنین بالا بودن نسبت وراثت‌پذیری خصوصی انتخاب مستقیم برای صفات روز تا گلدهی، ارتفاع گیاه، طول خورجین و وزن هزار دانه در هر دو محیط در نسل‌های اولیه می‌تواند موفقیت‌آمیز باشد. خصوصیات فیزیولوژیکی محتوی آب برگ و دمای برگ محیط تنش و نشت یونی محیط نرمال به‌دلیل سهم کمتر واریانس افزایشی از واریانس ژنتیکی یا معنی‌دار شدن واریانس محیطی (E) از وراثت‌پذیری متوسطی برخوردار بودند.

برای درصد روغن دانه توارث‌پذیری خصوصی نسبتاً بالایی به ترتیب ۰/۶۷ و ۰/۷۶درصد برای دو محیط تنش و غیرتنش برآورد شد. در حالی که وانگ و همکاران (Wang *et al.,* 2010) با بررسی ژنوتیپ‌های کلزا با محتوی روغن متفاوت در یک طرح دای‌آلل کامل ۸ × ۸، توارث‌پذیری عمومی و خصوصی را به ترتیب ۸۳/۹ و ۳۶/۹ درصد برآورد نمودند. در نهایت برای صفت عملکرد دانه نیز به‌دلیل سهم کمتر واریانس افزایشی نسبت به واریانس غالبیت برآورد قابلیت توارث خصوصی نسبتاً پایین‌تری حاصل شد که می‌توان نتیجه گرفت که بازدهی انتخاب، به‌خصوص در نسل‌های اولیه، در برنامه‌های به‌نژادی این صفت پایین خواهد بود.

سینگ و همکاران (Singh *et al.,* 2001) نیز با مطالعه نسل های F_1 و F_2 در آزمایش دای‌آلل ناقص با ۲۰ والد در گونه شلغم روغنی اشاره کردند که اگرچه هر دو اثر ترکیب‌پذیری عمومی و خصوصی معنی‌دار بودند، اما در هر دو نسل اثر افزایشی نقش عمده‌تری در کنترل روز تا گلدهی و رسیدگی و ارتفاع بوته و اثر غیرافزایشی در کنترل عملکرد دانه و تعداد دانه در خورجین داشتند. احمدی و سمیع زاده (Ahmadi and Samizadeh, 2006) نیز در تجزیه ژنتیکی ارقام کلزا بالاترین توارث‌پذیری خصوصی برای میزان روغن و کمترین میزان برای عملکرد دانه بدست آوردند.

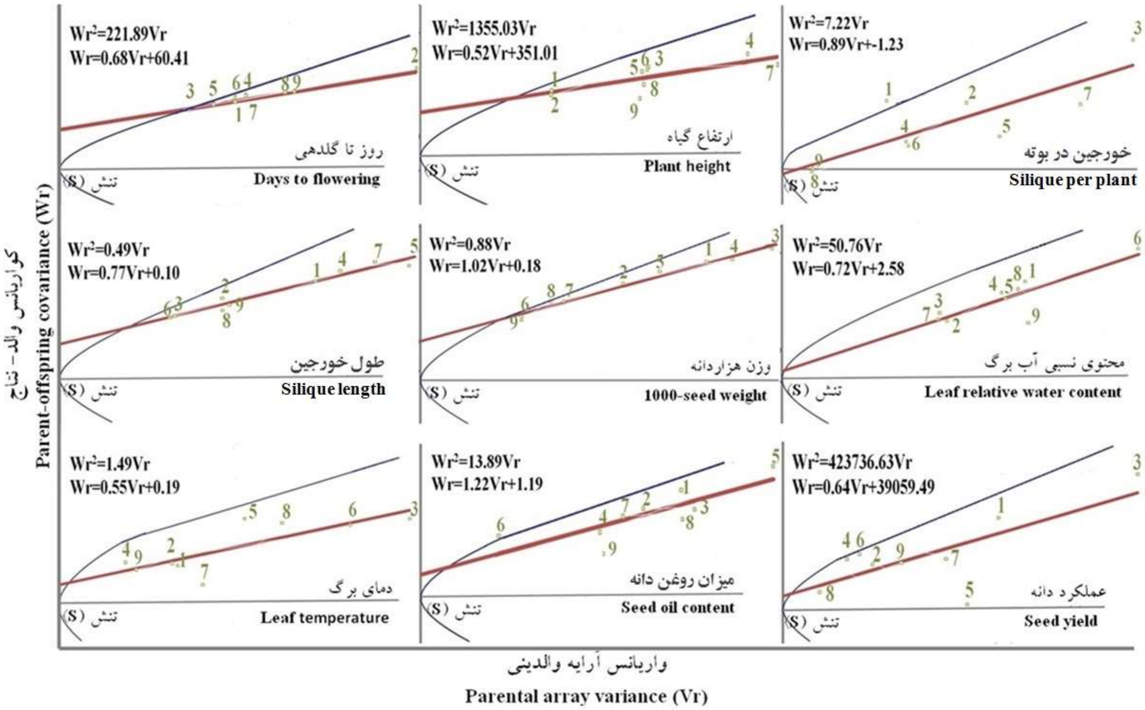
برای برخی از صفات که ضریب رگرسیون مقادیر W_r (کواریانس نتاج با والد مشترک) روی V_r (واریانس ردیف‌ها) با عدد یک تفاوت معنی‌دار نشان نداد ولی با عدد صفر تفاوت معنی‌دار داشت، تجزیه ژنتیکی هیمن-جینکز انجام شد. برای این خصوصیات فرضیات دای‌آلل مبنی بر آن‌که هر مکان ژنی دارای دو آلل است، ژن‌ها مستقلاً در والدها توزیع شده‌اند و اثر متقابل غیراللی وجود ندارد، صدق می

کند. بر این اساس برآورد برخی از پارامترهای ژنتیکی و تجزیه گرافیکی تلاقی‌های دای‌آلل (Jinks and Hayman, 1953) برای صفات روز تا گلدهی، ارتفاع گیاه، طول خورجین، وزن هزاردانه، محتوی نسبی برگ، میزان روغن دانه و عملکرد دانه برای هر دو محیط (شکل‌های ۱ و ۲)، خورجین در بوته و دمای برگ برای محیط تنش (شکل ۱) و نشت یونی برای محیط غیرتنش (شکل ۲) انجام گرفت.

این اشکال سهمی محدودکننده، خط رگرسیون کواریانس ردیف‌ها روی واریانس ردیف‌ها و پراکنش والدها را برای هر کدام از صفات نشان می‌دهد. موقعیت خط رگرسیون و نیز نحوه پراکنش والدها در اطراف این خط اطلاعات مفیدی را ارائه می‌نماید. چنانچه خط رگرسیون محور W_r را در بالا یا در پایین مرکز مختصات قطع کند به‌ترتیب نشان‌دهنده عمل غالبیت نسبی و فوق غالبیت ژن‌ها می باشد. در صفات روز تا گلدهی، ارتفاع گیاه، طول خورجین، وزن هزاردانه و میزان روغن دانه در هر دو محیط، محتوی نسبی برگ، دمای برگ و عملکرد دانه در محیط تنش و نشت یونی در محیط غیرتنش خط رگرسیون محور W_r را در بخش مثبت قطع کردند که نشان‌دهنده وجود اثر غالبیت جزئی در کنترل ژنتیکی این صفات می‌باشد. در سایر صفات یعنی خورجین در بوته محیط تنش، محتوی نسبی آب برگ و عملکرد دانه محیط غیرتنش خط رگرسیون محور W_r را در ناحیه پایین‌تر از مرکز مختصات قطع نمود و بیان‌کننده این است که در ارتباط با این صفات اثر فوق غالبیت ژن‌ها حاکم است.

نتایج تحلیل گرافیکی عمل ژن با نتایج پارامتر متوسط درجه غالبیت ژن‌ها برای کلیه صفات به استثنای عملکرد دانه در محیط تنش، محتوای نسبی آب برگ و نشت یونی در محیط غیرتنش مطابقت داشت. پارامتر درجه غالبیت عمل ژن برای عملکرد دانه در محیط تنش فوق غالبیت، محتوای نسبی آب برگ و نشت یونی در محیط غیرتنش به‌ترتیب غالبیت نسبی و فوق غالبیت برآورد شد. همچنین نحوه کنترل ژنتیکی صفات مورد مطالعه در دو شرایط نرمال و تنش خشکی به‌جزء محتوی نسبی آب برگ و عملکرد دانه با هم یکسان بود و این صفات تظاهر مشابهی در هر دو محیط داشتند. در خصوص محتوی نسبی آب برگ و عملکرد دانه بر اساس محیط آزمایش، ماهیت ژنتیکی کنترل صفات دچار تغییر گردید. هر چند برای صفت عملکرد دانه پارامتر درجه غالبیت در هر دو محیط بیشتر از یک بود که بیانگر عمل فوق غالبیت ژن‌ها بود. تیان و همکاران (Tian *et al.*, 2015) نیز در تحقیقی که بر پایه طرح دای‌آلل در اینبردهای آسیایی کلزا انجام گردید نحوه عمل ژن را برای صفات مورد ارزیابی از محیطی به محیط دیگر متفاوت گزارش نمودند.

در شکل‌های ۱ و ۲ هر چه ژنوتیپی به مبدأ مختصات نزدیک‌تر باشد، نشان‌دهنده آن است که آن ژنوتیپ دارای تعداد آلل‌های غالب

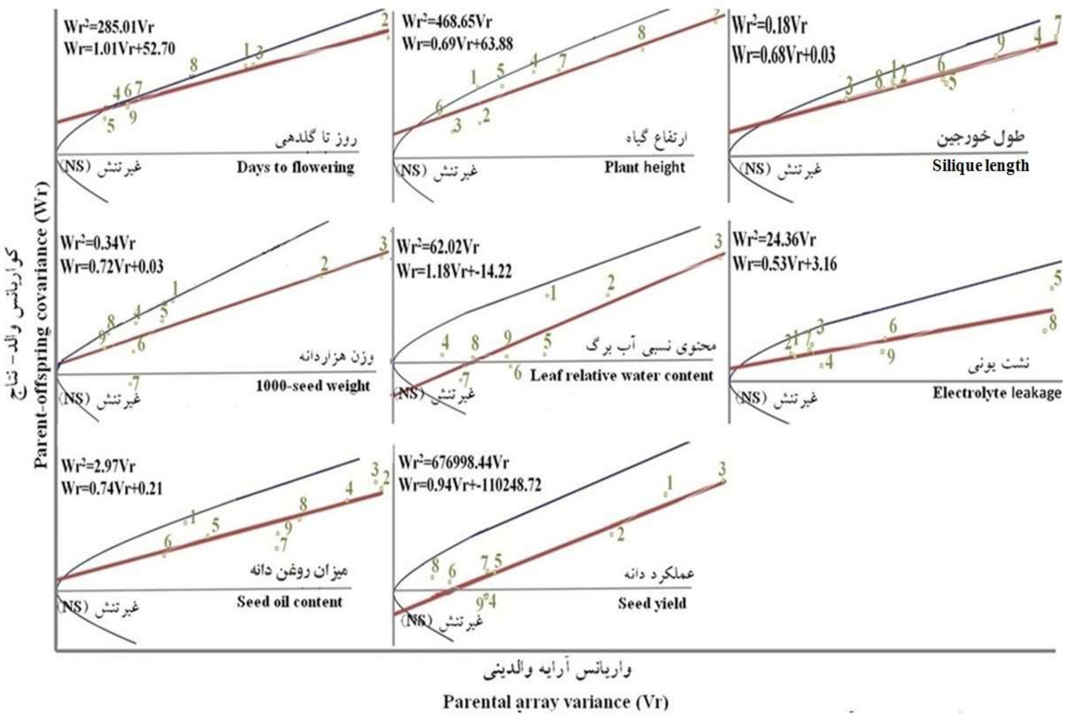


شکل ۱- خط رگرسیون Wr-Vr برای صفات مختلف ارقام کلزا در محیط تنش

Fig. 1. Wr-Vr regression line of different characteristics in rapeseed under stress environment

بیشتری می‌باشد و هر چه ژنوتیپی از مبدأ مختصات دورتر باشد بیانگر آن است که آن ژنوتیپ دارای کمترین تعداد آلل غالب برای کنترل آن صفت است. بنابراین پراکنش والدها در اطراف خط رگرسیون برای ۹ خصوصیت مورد بررسی در محیط تنش (شکل ۱) نشان داد که روز تا گلدهی والدین شماره ۳ (لیکورد) و ۲ (پاراد)؛ ارتفاع گیاه ۲ و ۷ (دلگان) ؛ خورجین در بوته ۸ (کیبل) و ۳؛ طول خورجین ۶ (شیرآلی) و ۸؛ وزن هزار دانه ۹ (آر جی اس۰۰۳) و ۳؛ محتوی نسبی آب برگ ۷ و ۶؛ دمای برگ ۴ (آمیکا) و ۳؛ میزان روغن دانه ۶ و ۵ (کامت) و عملکرد دانه ۸ و ۳ کمترین و بیشترین فاصله را از مبدأ مختصات را دارا بودند. بنابراین بیشترین آلل‌های غالب و مغلوب به‌ترتیب متعلق به این ارقام بود.

پراکنش والدین برای ۸ خصوصیت مورد بررسی در امتداد خط رگرسیون برای محیط عدم تنش (شکل ۲) نیز نشان داد که بیشترین آلل‌های غالب و مغلوب روز تا گلدهی والدین شماره ۵ و ۲؛ ارتفاع گیاه ۶ و ۹؛ طول خورجین ۳ و ۷؛ وزن هزار دانه ۹ و ۳؛ محتوی نسبی آب برگ ۴ و ۳؛ نشت یونی ۲ و ۵؛ میزان روغن دانه ۶ و ۲ و عملکرد دانه ۸ و ۳ را دارا بودند. با در نظر گرفتن هر دو محیط صفت وزن هزار دانه والدین شماره ۹ (آر جی اس۰۰۳) و ۳ (لیکورد) و عملکرد دانه والدین شماره ۸ (کیبل) و ۳ (لیکورد) به‌ترتیب دارای بیشترین آلل‌های غالب



شکل ۲- خط رگرسیون Wr-Vr برای صفات مختلف ارقام کلزا در محیط غیرتنش
Fig. 2. Wr-Vr regression line of different characteristics in rapeseed under non-stress environment

و مغلوب بودند. بیشترین آلل‌های مغلوب برای زودگلدهی در والد شماره ۲ (پاراد) و بیشترین آلل‌های غالب برای افزایش میزان روغن دانه در رقم شماره ۶ (شیرآلی) مشاهده شد.

نتایج این تحقیق نشان داد که رقم شیرآلی (توصیه شده برای مناطق دیم گرمسیر ایران) برای میزان روغن دانه، کامت و رقم دلگان (معرفی شده برای مناطق گرمسیر ایران) برای عملکرد دانه به‌عنوان بهترین ترکیب‌شونده‌ها و دو تلاقی آر جی اس۰۰۳ × لیکورد و آر جی اس۰۰۳ × آمیکا برای میزان روغن و پنج تلاقی کامت × اوپرا، کیبل × پاراد، کامت × لیکورد، دلگان × لیکورد و آر جی اس۰۰۳ × لیکورد برای عملکرد دانه به‌عنوان بهترین ترکیبات برای افزایش این صفات مهم اقتصادی در هر دو محیط معرفی شدند. کلیه این ترکیبات از تلاقی ارقام با عادت رشدی زمستانه با بهاره حاصل شد. دورگ آر جی اس۰۰۳ × لیکورد از لحاظ هر دو صفت بهترین ترکیب شناخته شد.

نتایج نشان داد که در صفات مورد بررسی در هر دو شرایط تنش و عدم تنش هم جزء افزایشی و هم جزء غالبیت دارای اهمیت بودند. برای میزان روغن دانه جزء افزایشی و روش‌های گزینش در بهبود این صفت و عملکرد دانه جزء

غیرافزایشی و اجرای برنامه دورگ‌گیری در هر دو محیط مؤثر خواهد بود. در ادامه این تحقیق برای مطالعه خصوصیات ذکرشده در جهت پایه‌ریزی یک برنامه به‌نژادی موفق می‌توان از روش‌های دیگر ژنتیک‌کمی نظیر تجزیه میانگین نسل‌ها برای برخی از تلاقی‌های برتر از جمله دورگ آر جی اس۰۰۳ یا دلگان (عادت رشدی بهاره خیلی زودرس) × لیکورد (عادت رشدی زمستانه خیلی دیرس) استفاده نمود. این روش‌ها اطلاعات جامعی را در زمینه ارزش به‌نژادی صفات و تشخیص لزوم تولید هیبرید یا لاین خالص فراهم می‌نماید.

References

Aghaol, R. R., Nair, B., Kalamkar, V., and Bainade, P. S. 2010. Diallel analysis for yield and yield contributing characters in Indian mustard (*Brassica juncea*). Journal of Oilseed Brassica 1(2): 75-78.

Ahmadi, M. R., and Samizadeh, H. 2006. A study of combining ability and genetic analysis of some quantitative traits in rapeseed (*B. napus*). Iranian Journal of Agricultural Sciences 37 (3): 435-443. (in Persian).

Engqvist, G. M., and Becker, H. C. 1991. Heterosis and epistasis in rapeseed estimated from generation means. Euphytica 58: 31-35

Farshadfar, E. 2010. New discussions in biometrical genetics. Vol 1. Islamic Azad University of Kermanshah Press. 830pp. (in Persian).

Farshadfar, E., Karouni, M., Pourdad, S., Zarei, L., and Jamshidi Moghaddam, M. 2011. Genetic analysis of some physiological, phenological and morphological traits in rapeseed (*Brassica napus* L.) genotypes using diallel method. Iranian Journal of Field Crop Science 42 (3): 627-647. (in Persian).

Fu, T., Yang, G., and Yang, X. 1990. Studies on “three” line Polima cytoplasmic male sterility developed in *Brassica napus*. Plant Breeding 104: 115-120.

Gardner, C. O., and Eberhart, S. A. 1966. Analysis and interpretation of the variety cross diallel and related populations. Biometrics 22 (3): 439-452.

Gehringer, A., Snowdon, R., Spiller, T., Basunanda, P., and Friedt, W. 2007. New oilseed rape (*Brassica napus* L.) hybrids with high levels of heterosis for seed yield under nutrient - poor conditions. Breeding Science 57: 315-320.

Ghodrati, G. R. 2012. Response of grain yield and yield components of promising genotypes of rapeseed (*Brassica napus* L.) under non-stress and moisture stress

conditions. Crop Breeding Journal 2: 49-56.

Griffing, B. 1956. Concept of general and specific combining ability and relation to diallel crossing system. Australian Journal of Biological Sciences 9: 463-493.

Habiba Rahab, M. M. , Abd El-Aziz, M. H., and Amein, K. A. 2016. Evaluation of gene action for several important traits in some crosses of canola (*Brassica napus* L.) using generation mean analysis. Assiut Journal of Agricultural Sciences 47 (3): 9-23

Hayman, B. I. 1954. The theory and analysis of diallel crosses. Genetics 39: 789-809.

Iqbal, A. M., Parray, G. A., Shikari, A. B., Sofi, N. R., Hussain, A. and Dar, Z. 2014. Study of combining ability for yield and yield attributing traits in *Brassica rapa* ssp. Brown Sarson. Journal of Oilseed Brassica 5 (2): 175-179.

Jinks, J. L., and Hayman, B. I. 1953. The analysis of diallel crosses. Maize Genetics 43: 223-234.

Kearsy, M. J., and Pooni, H. S. 1996. The Genetical Analysis of Quantitative Traits. Chapman & Hall. London. 380pp.

Marjanovic Jeromela, A., Marinkovic, R., Jockovic, M., Mitrovic, P., Milovac, Z., Hristov, N., Savic, J., and Stamenkovic, B. 2014. Evaluation of genetic variance components for some quantitative traits in rapeseed (*Brassica napus* L.).Genetika 46 (1): 179-185

Mather, K., and Jinks, J. L. 1982. Biometrical Genetics. 3nd ed. Chapman &Hall. London .396pp.

Mohammadi, V., Arabnejad, A., Zeynali, H., and Amiri Oghan, H. 2011. Gene Action and Combining Ability of Important Agronomic Traits in Rapeseed (*Brassica napus* L.). Iranian Journal of Field Crop Science 42 (1): 41-52. (in Persian).

Qian, W., Li, Q., Noack, J., Sass, O., Meng, J., Frauen, M., and June, C. 2009. Heterotic patterns in rapeseed (*Brassica napus* L.): II. Crosses between European winter and Chinese semi-winter lines. Plant Breeding 128: 466-470.

Quijada, P. A., Udall, J. A., Polewicz, H., Vogelzang, R., and Osborn, T. C. 2004. Phenotypic effects of introgressing French winter germplasm into hybrid spring canola. Crop Science 44: 1982-1989.

Rahman, H., and B., Kebede. 2012. Improvement of spring canola *Brassica napus* (L.) by use of winter canola. Journal of Oilseed Brassica 3: 1-17.

Rameeh, V. 2014. Combining ability of yield attributes oil and protein contents in oil

seed rape (*Brassica napus*) under normal and restricted nitrogen application. The Indian Journal of Agricultural Sciences 84 (1): 37-42.

Rameeh, V. 2016. Estimation of combining ability of rapeseed advanced lines for yield and yield components. Seed and Plant Improvement Journal 31 (4): 665-678. (in Persian).

Riaz, A., Li, G., Quresh, Z., Swati, M. S., and Quiros, C. F. 2001. Genetic diversity of oilseed *Brassica napus* inbred lines based on sequence-related amplified polymorphism and its relation to hybrid performance. Plant Breeding 120: 411-415.

Sabaghnia, N., Dehghani, H., Alizadeh, B., and Moghaddam, M. 2010. Diallel analysis of oil content and some agronomic traits in rapeseed (*Brassica napus* L.) based on the additive-dominance genetic model. Australian Journal of Crop Science 4(8): 609-616.

Satwinder, K., Paramjit, S., Gupta, V. P., Kaur, S., and Singh, P. 2000. Combining ability analysis for oil yield and its components in *Brassica napus*. Cruciferae Newsletter 22: 67-68.

Shen, J. X., Fu, T. D., Yang, G. S., Ma, C. Z., and Tu, J. X. 2005. Genetic analysis of rapeseed self-incompatibility lines reveals significant heterosis of different patterns for yield and oil content traits. Plant Breeding 124: 111-116.

Singh, D., Mishra, V. K., and Sinha, T. S. 2001. Genetic architecture of yield and its contributing characters in yellow sarson (*Brassica compestris* Linn. var. Yellow Sarson Prain). Indian Journal Agricultural Research 35(4): 29-36.

Smart, R. E., Bingham, G. E. 1974. Rapid estimates of relative water content. Plant Physiology 53: 258-260.

Teklewold, A., and Becker, H. C. 2005. Heterosis and combining ability in a diallel cross of Ethiopian mustard inbred lines. Crop Science 45: 2629-2635.

Tian, H. Y., Channa, S. A., and Hu, S. W. 2015. Heterotic grouping and the heterotic pattern among Chinese rapeseed (*Brassica napus* L.) accessions. Agronomy Journal 107: 1321-1330.

Ukai, Y. 1989. A microcomputer program DIALL for diallel analysis of quantitative characters. Japanese Journal of Breeding 39 (1): 107-109.

Valentovic, P., Luxova, M., Kolarovic, L., and Gasparikova, O. 2006. Effect of osmotic stress on compatible solutes content, membrane stability and water relations

in two maize cultivars. Plant Soil and Environment 52 (4): 186-191.

Walters, D. E., and Morton, J. R. 1978. On the analysis of variance of a half diallel table. Biomerics 34: 91-94.

Wang, X., Liu, G., Yang, Q., Hua, W., Liu, J., and Wang, H. 2010. Genetic analysis on oil content in rapeseed (*Brassica napus* L.). Euphytica 173: 17-24.

Yamagishi, H., and Bhat, S. R. 2014. Cytoplasmic male sterility in Brassicaceae crops. Breeding Science 64:38-47.

Yazdi Samadi, B., Rezaei, A., and Valyzadeh, M. 1998. Statistical designs in agricultural research. Tehran University Publications. 764 pp.